

Ueber Insectenmetamorphose.

Von

FR. BRAUER.

Vortrag, gehalten am 6. März 1865.

Die Insecten verlassen das Ei in sehr verschiedener Entwicklung, d. h. das neugeborene Geschöpf ist dem geschlechtsreifen in Gestalt und Lebensweise bald mehr bald weniger ähnlich. Die Geschlechtsreife erlangen die Insecten im ersteren Falle ohne Verwandlung durch einfachen Wachstumsprocess, im zweiten Falle mittelst Verwandlung oder Metamorphose; das aus dem Ei hervorbrechende Thier hat gewisse Phasen zu durchlaufen, verändert dabei oft auffallend seine Gestalt, während sich in seinem Inneren aus Zellengruppen, die es schon aus dem Embryoleben mitbrachte, die Form des späteren Körpers sehr allmählig oder in begränzten Abschnitten vorbildet und nach dem Abstreifen der unnöthig gewordenen Larven-Hülle zu Tage tritt.

Ausserdem kommt bei einigen Insecten noch Entwicklung mittelst Generationswechsel vor, bei welchem das aus dem Ei kommende Thier sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzt und nie den vollkommenen Zustand erreicht, sondern larvenartig bleibt (Miastor, Aphiden). Erst die 3.—4. Generation dieser Geschöpfe, welche man Ammen genannt hat, erreicht wieder den vollkommen geschlechtsreifen Zustand.

Auf diese Entwicklungsart werde ich hier nicht eingehen, da sie von meinem Ziele ablenkt ebenso wie die Parthenogenesis, welche Momente behandelt, die der Verwandlung vorausgehen; denn die auf parthenogenetischen Wege zur Entwicklung gelangenden Eier geben Larven, welche einer Verwandlung unterliegen.

Ich glaubte jedoch den Generationswechsel oder die Metagenese darum erwähnen zu sollen, weil wir im Verlaufe sehen werden, wie nahe als die Metamorphose, d. i. die Verwandlung bei jenem vorbeistreift, so dass fast die Grenze verwischt scheint und es in der That schwer wird Unterschiede festzustellen. Selbst der anscheinend so scharf aussehende Unterschied, dass bei der Metagenese das Individuum zu Grunde geht, während bei der Metamorphose dasselbe das geschlechtsreife Stadium erreicht, verschimmt zuletzt und man ist in Zweifel, ob der Lebensfaden der ersten Form nicht zerrissen worden.

Die Entwicklung auf dem Wege des Generationswechsels erreicht bei den Insecten ihre Grenze und ist auch unter diesen selten, die Entwicklung durch Metamorphose erreicht ihre Grenze erst ziemlich hoch, nämlich bei den Amphibien unter den Wirbeltieren.

Es wirft sich wohl zunächst die Frage auf: Was ist die Ursache einer Verwandlung? Blicken wir auf die Entwicklungsgeschichte aller Thiere, so sehen wir, dass dieselben strenggenommen eigentlich alle eine

Metamorphose durchmachen, d. h. sie gehen alle durch einen allmählig fortlaufenden Process der Formbildung und Veränderung aus dem Dotter hervor. Durch ein Moment nur werden sie in zwei Gruppen geschieden: Ein Theil derselben durchläuft die Phasen der Entwicklung schon im Ei, bei dem andern fällt die Metamorphose in die Zeit des freien und selbständigen Lebens. Was man bei Insecten u. a. daher Metamorphose genannt hat, ist jene im engeren Sinne, d. i. die freie Metamorphose ausserhalb des Eies, die innerhalb des Eies vorsichgehenden Verwandlungen gehören in die Embryologie, obschon sie sich oft als identisch mit jenen erweisen. Nach Leuckart ist es mehr als wahrscheinlich, dass der Entwicklungsgrad, mit welchem ein Thier die freie Metamorphose beginnt, abhängig ist von der Menge an plastischer Substanz des Dotters. Der Embryo baut seinen Leib aus dem Inhalte des Dotters. Reicht dieser für die Bedürfnisse der Entwicklung nicht aus, wird er also schon vor dem völligen Abschluss derselben erschöpft und eröffnet sich dann nicht (wie bei den Säugethieren) in anderweitigen Veranstaltungen eine neue Quelle der Nahrung, so muss der Embryo, wenn auch noch unausgebildet seine Eihülle verlassen um durch eigene Thätigkeit die fehlenden Materialien herbeizuschaffen. Je ärmer daher ein Ei an plastischen Stoffen ist, desto früher wird der Embryo zur Larve, desto mehr Phasen der Verwandlung wird diese zu durchlaufen haben. Andererseits hört die Existenz eines Larvenlebens dort

auf, wo die Menge der plastischen Stoffe des Dotters den Embryo bis zu jener Stufe bilden, von welcher durch einfachen Wachstumsprocess die geschlechtsreife Form erlangt werden kann. Die Menge der plastischen Stoffe des Dotters ist bei den Insecten innerhalb einer Ordnung gewöhnlich eine relativ gleiche, so dass daraus innerhalb derselben Ordnung selten verschiedene Entwicklungsarten entspringen; geschieht dies, so ist es stets auffallend und ungewöhnlich. So kann man sich keinen Schmetterling denken, der nicht aus einer Raupe entstanden wäre, da eben für eine derartige Form das Raupenstadium unerlässlich scheint, dagegen kennt man mehrere geschlechtsreife Thiere derselben Ordnung, welche auf den ersten und äusseren Anblick mit Raupen zu verwechseln sind (*Psyche* Weibchen, *Oiceticus*) und die zwar, die für die Ordnung typische Verwandlung durchmachen, aber ihre äussere Entwicklung nicht so weit bringen, um der Raupenform zu entsteigen. Ein wirkliches Abändern der typischen Verwandlung findet sich indess bei den Schildläusen, hier wächst das Weibchen allmählig, während das Männchen einen Puppenschlaf, also eine sogar sehr charakteristische Verwandlung durchmacht. Solche Fälle sind bei den Insecten höchst selten, denn in der Regel müssen wir in dieser Classe um eine andere Entwicklungsart zu treffen, weitere Distanzen durchwandern und in eine andere Ordnung wenigsten Unterordnung (*Pseudoneuroptera*) übergehen. —

In andern Classen zeigt sich keine solche Gleichförmigkeit in der Entwicklung. So durchläuft der Hummer eine Metamorphose, während der Flusskrebs keine solche besitzt. — Nur wenige Fische entwickeln sich mit Verwandlung, z. B. Petromyzon und Quermäuler, die Mehrzahl aber verlässt, wenn auch sehr ungleich entwickelt, doch in der Form, in welcher sie geschlechtsreif wird, das Ei, ja es ist sogar die Jugendform einmal eine vollkommener als die geschlechtsreife (Scholle *Pleuronectes*). In der Classe der Amphibien ist die Metamorphose wieder verbreiteter, aber auch nicht so konstant bei verwandten Thieren. Unsere Frösche und Kröten machen bestimmte Metamorphosen durch, eine Abnahme der Verwandlung findet sich bei der Gattung Pipa in Südamerika. Bei dieser streicht das Männchen die Eier auf den Rücken des Weibchens, dessen Haut dadurch aufschwillt und Zellen bildet, in welchen die Jungen sich entwickeln, während die Mutter sich in das Wasser begeben hat. Die Jungen machen ihre ganze Entwicklung bis zur Ausbildung der Beine und dem Verluste des Ruderschwanzes (dessen Anwesenheit nutzlos geworden ist und der nur die Verwandtschaft andeutet) in diesen Zellen durch. Die Larve wird hier nie selbstständig, sie lebt wie ein Embryo am Körper der Mutter. —

Leuckart hat aus den Eiern zu beweisen gesucht, dass seine Ansicht über die Ursache der Verwandlung richtig sei. Vergleicht man die relative Grösse der Eier beim Hummer und Flusskrebs, so

findet man bei ersterem die Eier verhältnissmässig sehr klein; während der erwachsene Hummer reichlich dreimal so gross ist, als der Flusskrebs, ist sein Ei kaum von der Grösse des Krebseies, der Hummer erleidet in der That, wie erwähnt, eine Metamorphose, der Flusskrebs aber keine. Auch bei Vögeln, die zwar keine Metamorphose durchmachen, sind die Eier der vollkommener zur Welt kommenden Nestflüchter bedeutend grösser, als die der Nesthocker. Man vergleiche ein Hühnerei mit dem eines gleich grossen Tagraubvogels. Je reicher der Dotter an plastischen Stoffen, desto weiter reicht die Entwicklung im Ei. Da die Menge plastischer Substanz allmählig zu- und abnehmen kann, so lässt sich einsehen, dass das Larvenleben auf einer sehr verschiedenen Stufe beginnen, ja endlich ganz fehlen kann und damit die ganze Verwandlung im engeren Sinne. Ebenso kann die Verwandlung bald eine längere bald eine kürzere sein. — Bei Insecten lässt sich, wie ich schon oben angedeutet habe, eine verschiedene Verwandlungs-Art und Dauer nach Ordnungen, selten nach Unterordnungen, noch seltner nach den engeren Grenzen feststellen. Wie wir aus den später angeführten Untersuchungen Weismann's ersehen werden, verlassen die Embryonen der *Diptera cyclorhapha*, d. i. der Zweiflügler mit echten Tonnenpuppen am unentwickeltsten das Ei, das heisst das Larvenleben beginnt sehr frühzeitig und die Larve ist ein sehr unvollkommenes Geschöpf, das mit dem

vollkommenen Thiere nicht die entfernteste Aehnlichkeit besitzt. Weismann beweist hiedurch, dass diese Insecten die vollkommste Verwandlung besitzen. Ihnen zunächst kommen die Zweiflügler mit falschen Tonnen- oder freien Mumienpuppen, dann folgen die Bienen, Schmetterlinge, Netzflügler und Käfer.

Jedem fällt die Verschiedenheit der Made von der Fliege, die Aehnlichkeit der Staphylinen-Larve mit dem Käfer, der Neuropteren-Larve mit der Florfliege auf, während manche Käfer-, Netzflügler-, Mücken-, Bienen- und Schmetterlingslarven bald dem vollendeten Thier ähnlicher bald unähnlicher sind (Psyche, Oiceticus, Corydalis, Lampyris. — Gewöhnliche Schmetterlingsraupe, Bienen-Larve etc.) und die Heuschrecken, Wanzen, Cicaden, Poduren schon mit der charakteristischen Gestalt die Eihülle verlassen.

Diese Verschiedenheiten sind lange schon bekannt und wurden bereits von Swammerdam zu einer Eintheilung der Insecten, zu welcher Classe damals aber auch noch die Spinnen, Asseln, und Tausendfüsse gezählt wurden, benützt, die zugleich der Grundstein unserer heutigen geblieben ist. — Er schied die Insecten in solche ohne Verwandlung (Läuse, Spinnen, Asseln, Tausendfüsse) und mit Verwandlung. Letztere theilte er 1. in solche mit beweglicher Puppe (Heuschrecken etc. Kerfe mit unvollkommener Metamorphose), 2. mit gegliederter aber bewegungsloser Puppe, 3. mit bewegungsloser und

ungegliederter Puppe. In den beiden letzten Abtheilungen waren die Insecten mit vollkommener Verwandlung (Schmetterlinge, Bienen, Fliegen) enthalten. Wenn ich eben bei Erläuterung der verschiedenen Verwandlungs-Arten davon sprach, dass einmal das aus dem Ei kommende Geschöpf dem vollkommenen Thiere sehr ähnlich, das anderemal davon so verschieden ist, dass kaum ein Vergleich zulässig ist, so muss ich nun darauf zurückkommen und die Geschöpfe näher ins Auge fassen, welche insbesondere zur Feststellung scharfbegrenzter Phasen geführt haben.

Man nennt das aus dem Ei kommende Thier in dieser Classe gewöhnlich die Larve, obschon es diesen Namen, wie wir in der Folge sehen werden, nicht immer mit Recht führt. Nach dem oben Gesagten kann man die Larve als einen selbständig gewordenen Embryo auffassen, der seine Nahrung mit dem Munde aufnimmt. Die Larve macht zum Behufe ihres Wachsthums mehrere Häutungen durch, das heisst sie wirft die starr gewordene und keiner Vergrößerung, sondern nur einer begrenzten Ausdehnung fähige Chitinhülle ab, um der Ausbreitung der Vorgebildeten inneren Theile neuen Raum zu geben und wiederholt dies mehrmals, meist 3mal. An diesem Abstreifen der Haut nehmen auch gewisse innere Organe (Tracheen) mehr weniger Theil. Ist die Larve auf diese Weise grösser geworden und hat Gelegenheit gehabt sich auch in Bezug der inneren Organe und derjenigen der späteren Stadien zu entwickeln so

verpuppt sie sich entweder, das heisst aus der abgeworfenen Larvenhaut tritt ein verschieden geformtes und oft sehr verschieden organisirtes Geschöpf an's Licht, dessen Leben im Allgemeinen darin besteht, die von der Larve aufgespeicherte plastische Substanz zur Ausbildung der schon in der Anlage vorhandenen wesentlichen Organe des vollendeten Insectes zu verwenden; wir haben gleichsam ein Zurückkehren zu einem embryonalen Zustand, es wird weder Nahrung aufgenommen, noch Stoffe ausgeschieden, ausser jenen des Respirationsprocesses; oder die Larve entwickelt sich ohne ein so scharfbegrenztes Stadium zum geschlechtsreifen Thiere, indem sie diesem mit jeder neuen Häutung stufenweise ähnlicher wird.

In der neueren Zeit haben zahlreiche Beispiele gezeigt, dass diese beiden Verwandlungsarten, von denen man bald die eine, bald die andere eine vollkommene oder unvollkommene genannt hat, nicht scharf zu trennen sind, dass vielmehr Uebergänge vorhanden sind und es in der That zweifelhaft ist, ob man bei Insecten ohne begrenzten Puppenstadium, bei denen allemal das aus dem Ei kommende Geschöpf, dem vollendeten, das ist geschlechtsreifen Thiere mehr weniger ähnlich ist, noch von einer Verwandlung sprechen darf, da Häutungen allein kein charakteristisches Merkmal der Verwandlung sind. Man sprach sogar die Ansicht aus, dass die hiehergehörigen Insecten ihre Verwandlung schon im Ei durchmachen, wie eben alle höheren Thiere. Da zur Bezeichnung

eines Entwicklungs-Vorganges als Metamorphose oder Verwandlung die Anwesenheit eines Larvenstadiums Bedingung ist, so ergibt sich hier zunächst die Frage: welches Geschöpf kann „Larve“ genannt werden?

Der Mangel der Geschlechtsorgane oder deren unvollkommene Entwicklung kann nicht eine Larve charakterisiren; denn es gibt sehr viele Thiere, bei denen man nicht von einer Verwandlung spricht, obschon sie als sehr unvollkommene Geschöpfe das Ei verlassen. V. Carus bezeichnet (System der thierischen Morphologie 264) die Metamorphose als diejenige Entwicklungsreihe, bei welcher ein Entwicklungszustand mit provisorischen Organen ausgerüstet ist. — Wir könnten nun allerdings meinen die jungen Heuschrecken seien Larven, insofern sie die für sie unbrauchbar werdenden Theile: die Haut, Kiefer, Tracheen mit jeder Häutung abwerfen, allein dies wäre streng genommen nicht richtig; denn verallgemeinern wir diese Ansicht, so müssten wir auch bei Schlangen, Eidechsen und mehreren andern Thieren, welche bereits geschlechtsreif sind, von einer Verwandlung sprechen und sie Larven nennen, weil auch sie nur durch Häutungen wachsen. Man muss unter provisorischen Organen nur solche verstehen, die dem vollendeten Thiere gänzlich fehlen und deren Bestimmung ist dem selbständig gewordenen Embryo — der Larve — es zu ermöglichen sein Fortkommen zu unterhalten. So ist der Ruderschwanz der Kaulquappe ein provisorisches Organ.

Wenn wir uns an das anfangs Gesagte erinnern, dass der Embryo in sehr verschiedenem Entwicklungszustand das Ei verlassen kann, je nachdem er eben mehr oder weniger plastische Substanz im Ei erhält, so sehen wir ein, dass es nicht immer leicht ist zu unterscheiden, ob wir es in einem gegebenen Falle mit einer Verwandlung oder einem einfachen Wachstumsprocess zu thun haben und in der Natur beide in einander verschwimmen.

Der Mangel einer scharfen Grenze zeigt sich bereits in den Ausdrücken einiger Systematiker, welche Insecten ohne Verwandlung, mit halb vollkommener und vollkommener Metamorphose unterschieden. Während sie bemüht waren die richtigen Grenzen der Insectenordnungen festzustellen, sahen sie ein, dass die Verwandlung nicht allein zur grossen Gruppierung ausreiche und fanden eine bessere Stütze in den Fresswerkzeugen. Obschon innerhalb reicher Ordnungen die Verwandlung vorhanden und eine bestimmte, gleiche zu sein scheint, ist es in anderen nicht so, sie fehlt oder wechselt, z. B. bei den Orthopteren, Schildläusen, Blasenfüssen, doch ist im Ganzen die Entwicklung in der Classe der Insecten eine viel regelmässiger, das heisst gleichmässiger als bei den Crustern und anderen; naheverwandte Insecten haben, wie ich bereits einmal erwähnte eine gleiche Entwicklung und die eben gegebenen Beispiele vom Gegentheile sind Ausnahmen.

Erlauben Sie mir nun einen kleinen Rückblick zu machen auf die Ansichten, welche die ersten wissenschaftlichen Beobachter der Verwandlung über diese selbst hatten.

Swammerdamm und Bonnet glaubten an eine Einschachtelung der Verwandlungsphasen, so dass alle neuen Hüllen schon unter der alten stecken sollten, die alten ohne alle Reproduction von Seite der Larve nur abgestreift würden und man bei vorsichtiger Behandlung die künftige Phase aus der früheren jederzeit herausziehen könnte; eine Ansicht die, wie Burmeister (Handbuch der Entomologie) bemerkt, schon dadurch widerlegt wird, dass die Larve mit jeder Häutung grösser wird, während sie sonst ja ohne neue Reproduction kleiner sein müsste und zweitens wäre überhaupt die Nothwendigkeit einer Häutung und Verwandlung nicht begreiflich, wenn schon alle späteren Hüllen fertig vorlägen. Herold widerlegte zuerst diese irrige Meinung, indem er bewies, dass bei einer jungen Larve keine Spur einer späteren oder neuen Haut vorhanden ist und die Hülle für das 2. Larvenstadium erst am Ende des ersten entstehe. Herold's Beobachtung erwies sich bis in die neueste Zeit als richtig und wird nur durch die später angeführten Weismann'schen Entdeckungen modificirt. Swammerdamms Ansicht basirte wahrscheinlich auf der Thatsache, dass bei gewissen Insecten die Häutungen nur unvollkommen erfolgen, die Hülle löst sich von dem Inhalt, der das

nächste Stadium darstellt ab, wird aber nicht abgeworfen, bis auch dieses vollendet ist. Allerdings finden wir zu einer bestimmten Zeit in der Larvenhülle der *Stratiomys* die Nymphe und kurz vor deren Ausfliegen unter ihrer Hülle auch schon die Fliege. Derartige Vorgänge führten zur Einschachtelungstheorie, nichtsdestoweniger sind doch auch bei diesen Thieren die Verwandlungsphasen streng geschieden und das Larvenleben hat aufgehört, wenn man im Innern die fertige Nymphe oder wohl gar die Imago vorfindet. Das Puppenstadium wird hier eben scheinbar übersprungen und ist verlarvt im wahren Sinne des Wortes.

Nach Herold ist das Wesen der Häutung ein Wachstums- und Entwicklungsprocess, nicht aber ein zweckloses Abwerfen von Gewändern, hinter welchen das vollendete Thier schmachten musste oder wenn man es anders will, die richtige Zeit seiner Erscheinung abwarten sollte.

Die Aufgabe der Larve ist indess nicht nur zu wachsen und eine gewisse Grösse zu erreichen, sondern sie hat bestimmte, ihr aus dem Embryoleben überkommene Zellengruppen, aus denen die Hüllen des vollendeten Insectes und seiner besonderen Organe gebildet werden sollen, weiter zu entwickeln und in dieser Hinsicht, könnte man sagen, sind allerdings schon Spuren des vollendeten Thieres in der Larve zu finden, wie es Swammerdam geglaubt hat. — Ein Theil der Nahrung, welche die Larve reichlich

zu sich nimmt, wird zur Weiterbildung jener Zellgruppen verwendet, um die Organe neu zu bilden, die den späteren Stadien, u. z. der Nymphe und Imago allein zukommen. Es sind diese neuzubildenden Theile zuweilen nichts weniger als der Kopf, die Anhänge des Brustkastens (Flügel, Beine) und die Geschlechtstheile; sie alle oder nur einige derselben werden in der Zeit des Larvenleben vorgebildet, in der Nymphe weiter entwickelt und ihre Vollendung charakterisirt eben das vollkommene Insect. Sie entwickeln sich entweder alle sehr allmählig und in ihrer Bildung geht die ganze Verwandlung auf, oder einige dieser Organe entwickeln sich rascher, andere langsamer und erst später. Ein derartiges zeitiges Auseinanderliegen der Entwicklung dieser Theile bedingt eben das Puppenstadium, in welchem durch Ruhe aller anderen Functionen diese geeignet vor sich gehen kann. Durch letztere Art der Entwicklung unterscheiden sich eben die Insecten mit sogenannter vollkommener Verwandlung von denen mit unvollkommener. Sehen wir ab von einem Uebergang dieser beiden Entwicklungsarten und fassen wir die Extreme ins Auge, so können wir im Allgemeinen Folgendes festhalten. Bei Insecten mit vollkommener Verwandlung, das ist bei solchen mit einem Puppenstadium, verlässt die Larve das Ei bald als kopf- und fusslose Made oder als Raupe mit Kopf-, Brust- und Bauchfüßen oder als beweglicheres Geschöpf mit vollkommener entwickelten Brustriemen und Beinen, besitzt fast durchgehends beissende

Mundtheile und wenn diese zu einem Saugwerkzeuge umgewandelt sind, so sind sie doch frei und nie in einen Rüssel verwachsen, zuweilen sind diese Theile aber ganz rudimentär und dann funktionirt der Schlund durch seine Bewegung als Saugpumpe. Je stationärer die Lebensweise der Larve ist, desto unvollkommener sind ihre Bewegungsorgane. Durch die stationäre Lebensweise ist anderseits ein rasches Wachsen bedingt, welches die unbeholfene Larve bald zu jener Stufe führt, auf der sie weniger gefährdet ist. Es verhält sich eine solche mitten im reichlich vorhandenen Futter sitzende Larve gerade so wie ein zur Mästung in einen engen Raum eingeschlossenes Vieh.

Diese Larven der Insecten mit vollkommener Verwandlung bilden sich je nach den Ordnungen sehr ungleichmässig aus, d. h. die in ihrem Körper verborgene Entwicklung der Imaginaltheile erfolgt in sehr verschiedenen Zeitabschnitten und ungleicher Ausdehnung. Die fuss- und kopflosen Zweiflügler-Larven, an denen auch keine Spuren einer Absonderung der Hauptabschnitte des Insectenkörpers aufzufinden sind, haben den Kopf, die Wände und Anhänge des Thorax und die Geschlechtsorgane neuzubilden, fast in eben solchem Grade haben dies die unvollkommenen Larven der geselligen Bienen zu thun und selbst manche kopftragenden Larven unterliegen dieser ausgedehnten Neubildung oder sie haben nur die schon vorhandenen aber weniger ausgebildeten Kopftheile und Beine zu jenen

des vollendeten Insectes umzubilden, dagegen Flug- und Fortpflanzungsorgane neuzubilden. (*Neuroptera Coleoptera*). Aus dem eben Gesagten ersehen wir dass die Fliegenmade einen Entwicklungsgrad vorstellt, bei welchem z. B. die Schmetterlingsraupe noch nicht selbstständig war u. s. w., und dass jener Grad, bei welchem die Neuropteren-Larve selbständig wird, bei der Dipteren-Larve in die Mitte, zwischen dem Ende des Larvenlebens und der Verpuppung fällt, denn erst in diesem Stadium beginnt bei Zweiflüglern die Bildung der Beine und des Kopfes. — So beginnt die Puppenperiode ebenso wie die der Larve auf sehr verschiedener Stufe. Da nun in der Puppenperiode diese Differenzen ausgeglichen werden müssen — denn unter allen Umständen geht stets aus der Nymphe die Imago oder das vollendete Insect hervor — so werden auch die Prozesse, welche im Puppenkörper vorsichgehen sehr an Mächtigkeit verschieden sein und daraus mag man bereits ersehen, warum bei den Cycloraphen-Dipteren die Nymphe absolute Ruhe zeigt, während die Larven den Orthorhaphen-Dipteren sehr bewegliche, die Schmetterlinge, Käfer und Netzflügler mehr weniger bewegliche Nymphen besitzen. — Bei der allgemeinen Besprechung der Larven der Insecten mit vollkommener Verwandlung habe ich bis jetzt nur von Organen gesprochen, die sie unvollkommen besitzen und die sie für die Imago zu bilden haben, es erübrigt mir noch herauszuheben, welches eben hier die oben angedeuteten provisorischen Organe sind und

welche Theile der Larve in das vollkommene Insect durch Umwandlung hinübergenommen werden.

Es leuchtet ein, dass je verschiedener die Larve von der Imago ist, desto weniger Theile derselben noch in der letzteren aufzufinden sein werden. Man vergleiche eine Fliegenmade mit der Fliege, eine Raupe mit dem Schmetterling etc. —

Gehen wir von den am tiefsten stehenden Larven-Formen, jenen der Cyclorhaphen-Dipteren aus, so sehen wir aus Weismann's schönen Untersuchungen, dass bei der Fliegenmade kein Theil, ausser der Hypodermis der hinteren Larvenringe, in die Puppe übergeht, alle übrigen Theile unterliegen einer Auflösung ihrer Elemente, und bauen sich neu auf. Diesen Vorgang nennt Weismann, Histolyse, d. i. die Auflösung des Gewebes, „die Theile, die von ihr betroffen werden, werden functionsunfähig, ihre Gewebselemente (Zellen) lösen sich zu einem Blastem, in dem sodann erst neue histologische Bausteine entstehen, dabei bleiben aber die so gelösten Theile, oder die Gewebstrümmer in ihrer Verbindung, und das neue Organ baut sich aus derselben Materie auf, aus der das alte bestand. Der Darm, das Nervensystem, das Rückengefäss unterliegen dieser Histolyse, wobei sie ihre äussere Form behalten, ihre Consistenz und ihren histologischen Bau aber verlieren.“ — Von diesen Theilen kann man daher auch gezwungen sagen, dass sie von der Larve in die Puppe und Fliege übergehen. Die übrigen Theile der Fliege: Kopf und Thorax mit seinen An-

hängen und die Geschlechtsdrüsen sind vollständige Neubildungen. — Es wird absurd klingen, wenn ich nun bemerke, dass gerade diese letztgenannten Theile es sind, welche mit einer einzigen Ausnahme im Ei schon angelegt werden, und direct aus Zellen des Embryo abstammen. Sie werden aber gerade deshalb nicht aus Theilen der Larve umgebildet, sondern sie verhalten sich zum Larvenkörper wie die Knospen der Echinodermen-Larven zu diesen, deren Entwicklung man oft auch einen Generationswechsel genannt hat. Weismann hebt die überraschende Aehnlichkeit des Aufbaues des Echinodermen-Leibes mit dem der Fliege und zwar der obgenannten Theile hervor und sagt: Wie der Körper des Echinoderm sich an mehreren Punkten im Umkreis des Larven-Darms in Gestalt anfänglich indifferenten Zellenhaufen anlegt und dann allmählig zu einer Masse zusammenwächst, so entstehen an verschiedenen Stellen im Innern des Larven-Körpers der Fliege — auch hier in genetischer Verbindung mit Larvenorganen — indifferente Zellenhaufen, welche sich im Laufe der Entwicklung zu Theilen des Imagokörpers differenzieren und zu einem gemeinschaftlichen Ganzen zusammenwachsen. Der Unterschied ist nur insofern festzuhalten, als diese Zellhaufen bei Fliegen schon im Ei, bei Echinodermen erst im Larvenstadium angelegt werden. Der Seestern bildet sich im Innern der staffeleiförmigen Larve und nimmt von ihr den Darm und das Wassergefäßssystem in das vollendete Stadium hinüber, ohne dass diese

Theile einer früheren Lösung und einem Neubau unterliegen, die Fliege erhält von ihrer Larve in der sie aus den Zellenhaufen entstand, nur die hinteren Körpersegmente, die übrigen Theile: Darm, Nervensystem und Rückengefäß erst nach erfolgter Histolyse neu gewebt. — Betrachten wir die Bildung der Fliege im Larvenkörper genau, so taucht mit Recht die Vermuthung auf, ob bei diesem Vorgang das Individuum erhalten bleibe, oder ob wir es hier mit einem Generationswechsel zu thun haben. — Erinnern wir uns an die Definition einer Larve, so sehen wir, dass bei der Dipteren-Larve fast die ganzen Theile des Körpers provisorische sind, die Schlundtheile, die vorderen Ringe gehen verloren, andere Theile gehen die Histolyse ein u. s. w. doch gehen diese Umwandlungen nicht gleichzeitig vor sich, sie decken sich theilweise, es giebt kein Stadium in der Entwicklung der Puppe, in dem nicht entweder noch Larvenorgane vorhanden, oder aber bereits Theile der Fliege neugebildet wären, der Auflösung des Larvenkörpers gehen eine ganze Reihe von Neubildungsprocessen parallel. Larve und Fliege greifen übereinander wie Weismann sagt und dieselbe Masse organischer Substanz, die den Leib der ausgewachsenen Larve zusammensetzt, setzt auch den der Fliege zusammen. Während der Umwandlung findet kein Wachsthum statt. Der Larven-Körper löst sich auf, es bildet sich eine Schale um ihn, unter deren Schutz sich die letzte und ausgebildetste Entwicklungsform des Thieres auf-

baut. Es wird weder Stoff zu noch weggeführt, abgesehen von den Verbrennungsproducten des auch jetzt noch nicht cessirenden Respirationsprocesses. Wir haben gewissermassen eine zweite Eientwicklung und wie wir Ei und Larve als ein Individuum betrachten, so muss auch die Puppe, enthielte sie auch nichts als in Dotter umgewandelte Larve mit dieser als ein und dasselbe Individuum gelten.“ Durch die Histolyse wird ebensowenig ein neues Individuum erzeugt, als durch den Stoffwechsel, bei dem zudem die neuen Gewebe nicht aus den Trümmern der alten aufgebaut werden können. —

Gewisse Zellengruppen, die die Larve schon aus dem Embryoleben herübergebracht hat, sind daher die Grundlage der Imaginaltheile d. h. jener bei der Larve noch fehlenden neuzubildenden Körpertheile. Weismann nennt sie Bildungszellenhaufen und vergleicht sie mit jenen der Echinodermen, welche wie ich oben bemerkte, Knospen genannt wurden. Bei Insecten-Larven entstehen sie als Auswüchse der Hüllmembranen der Tracheen und Nerven, also von Geweben, welche als physiologisches Aequivalent des vielgestaltigen Bindegewebes der Wirbelthiere betrachtet werden müssen. Die so an den Tracheen und Nerven wie an Stielen sitzenden Zellgruppen stossen zusammen und bilden, wie schon angedeutet, den Kopf und Thorax mit seinen Anhängen und die Geschlechtsdrüsen, das heisst nur deren Wandungen, lediglich die Haut, nicht die Muskeln. Diese

verdanken ihre Entstehung einem neuen Zellenbildungsprocesse, der hauptsächlich in der letzten Hälfte der Puppenperiode vorsichgeht und der das Material liefert zum Aufbau sämtlicher noch fehlender innerer Organe, der Tracheen, der Nerven, des Fettkörpers, der Fliege, und der Anhangsgebilde der Genitaldrüsen auf dem Wege der freien Zellenbildung. Bei den Cyclo-rhaphen geht nun der Zerfall der Larventheile der Bildung des Puppenkörpers voraus, hier hört jede Bewegung auf, das Leben wird latent. „Die Circulation hört auf, das Nervensystem zerfällt und dem Centralen ist somit die Möglichkeit einer Functionirung entzogen, sämtliche innere Organe werden unfähig zu weiteren functionellen Leistungen und es beginnt die Neubildung in den der Histolyse anheimgefallenen Systemen“, ferner die oben beschriebene Neubildung. und 3. die Modification der von der Larve beibehaltenen Theile. Zur Zeit dieser inneren Processe ist die Larve durch Erhärten ihrer Haut zu einer Tonne geworden, und entbehrt jeder Bewegung. Die Zeit dieser Vorgänge ist sehr ungleich und nach Arten etc. sehr verschieden.

Die *Diptera orthorhapha* haben wesentlich verschiedene Larven, die einen differenzirten Kopf besitzen, zuweilen fussartige Anhänge am Vorder- und Hinterende tragen und von welchen die Nymphen vieler Gruppen, obgleich unfähig zur Nahrungsaufnahme entschieden die beweglichsten sind. Der Ausdruck ruhende Puppe wird bei jener der Mücke zur

Ironie. Bei diesen Insecten fallen auch die Entwicklungsphasen mehr übereinander. Thorax und Kopf der Puppe sind bereits vollständig ausgebildet, während die Larve noch lebhaft umherschwimmt. Wenn die Larvenhaut abgeworfen wird, sind die Muskeln der Puppe bereits vorhanden, die animalischen Lebensäusserungen brauchen keine Unterbrechung zu erleiden. Nur bei jenen Orthorhaphen, deren Larven eine Scheintonne bilden, nähert sich die Metamorphose jener der Cyclorhaphen. Bei beiden Abtheilungen der Fliegen haben indess die Larven Thoracalscheiben, aus welchen erst die Wände des Thorax der Fliege sich bilden. Es steht dies im Zusammenhange mit der Abwesenheit von wirklichen Beinen an den Thoraxringen, denn jene fussartigen Fortsätze, welche wir als Bewegungsorgane bei einigen Fliegen-Larven kennen, sind provisorische Organe, die mit den späteren Beinen der Fliege in keiner Verbindung stehen. — Die Larven der noch abzuhandelnden Ordnungen der Insecten mit sogenannter vollkommener Verwandlung tragen 3 Paar Thorakalbeine, bei ihnen ist der 2. Hauptabschnitt des Körpers schon angedeutet, sie haben die Wände und Anhänge des Thorax — die bei der Imago oft vorhandenen Flügel ausgenommen — nicht neu zu bilden; die Beine der Larve gehen durch einfache Umwandlung in die des vollendeten Insectes über, ebenso geht die Entstehung des Thorax von der Hypodermis der Larve aus und nicht aus Thorakalscheiben im Innern der Larve. Demnach ist auch die

Zerstörung der Larvenorgane bei Schmetterlingen z. B. eine viel geringere. Viele Organe der Larve gehen in die Puppe über, während dies bei den Dipteren nur von der Hypodermis der letzten Körpersegmente bewiesen ist und fast der ganze Larvenkörper ein provisorischer war. Es bleibt übrigens noch ein weites Feld in dieser Richtung zu bebauen übrig, um die schönen Entdeckungen Weismann's allseitig zu erproben. Bei den Schmetterlingen, Käfern und Netzflüglern haben die Larven stets einen deutlich differenzirten Kopf, an dem jedoch die Augen, Mundtheile und Fühler zumeist durch provisorische Organe vertreten sind, es fehlen die gefelderten sogenannten Facetten-Augen, die Larve ist blind oder hat einfache Augen, die Mundtheile sind anders geformt, zu anderer Nahrung eingerichtet, zuweilen zum Saugen bestimmt, während das vollendete Thier beissende Mundtheile besitzt und umgekehrt. Solche Saugzangen sind oft von enormer Länge und sie rechtfertigen sich als provisorische Organe zuweilen augenfällig dadurch, dass sie von der Larve beim Eintritte der letzten Häutung mechanisch durch Anstemmen abgebrochen werden (*Neuropt. Osmylus*). Die Fühler sind meist viel kleiner und entsprechen nicht jenen des vollendeten Thieres, wie dies bereits Zaddach bewiesen hat. (Entw. des Phryganiden-Eies). Die Bauchfüsse, Afterfüsse der Raupen, Kiemenbüschel und Fäden u. v. a. Theile sind provisorische, die Bezeichnung eines Thieres als Larve bedingende Bildungen. Uebrigens haben alle

Larven, welche später in ein Puppenstadium treten, nur selten Aehnlichkeit mit dem entwickelten Insecte, es sei denn, dass sie eine Art rückschreitende Verwandlung hätten, wie gewisse weibliche Falter u. a. Ich möchte hier wieder an die Larve und das Weibchen von *Psyche*, *Lampyris*, *Stylops* u. a. erinnern. — Die Larven der Hymenopteren sind sehr verschieden gebaut und bei jenen, welche einen Haushalt führen und ihre Brut aufziehen sehr unvollkommen und ohne Bewegungsorgane (Bienen, Wespen etc.), sie ähneln sehr jenen der Fliegen, obschon ihr innerer Bau die typische Anlage des Kopfrings zeigt. Bei den freilebenden Larven dieser Ordnung werden wir an die Schmetterlingsraupen erinnert. —

Bei den Insecten ohne ruhende Puppen haben wir solche mit Verwandlung u. z. sogenannter unvollkommener und solche ohne Verwandlung u. z. innerhalb einer Ordnung. Ich muss hier zunächst jene mit Verwandlung anführen. Es sind dies die in die Zunft *Subulicornia* gehörenden Wasserjungfern und Eintagsfliegen (Libellulinen und Ephemerinen.) Diese Insecten waren oft Gegenstand des Streites in Bezug ihrer systematischen Stellung. Durch den Bau der Flügel im wahren Sinne des Wortes Netzflügler, weichen sie von diesen durch ihre Verwandlung — den Mangel einer ruhenden Puppe — sowie durch den inneren Bau — zahlreiche Gallengefäße — und durch die Unterlippe, welche gespalten ist, wesentlich ab, wurden von Burmeister in eine Ab-

theilung zu den Orthopteren — Heuschrecken — gestellt und für diese so gebildete Ordnung der Name Kaukiefen (*Gymnognatha*) gebraucht, sie selbst von Erichson Pseudoneuroptera, das ist falsche Netzflügler genannt und von den echten Neuropteren ganz getrennt. Trotz der Unähnlichkeit zwischen einer Schricke und Libelle lassen sie sich aus diesen Ordnungsverbande nicht trennen. Wir haben mit andern Worten die lebenden Uebergänge hier vor Augen, die uns bei andern, bereits desshalb zu gesonderten Ordnungen erhobenen, Abtheilungen durch verloren gegangene Typen entzogen oder nur in fossilen Resten überkommen sind, bei denen eine unermessliche Zeit den Zusammenhang verwischt hat. Aus dem Ei einer Libelle tritt ein Geschöpf ans Licht, das seinem Erzeuger sehr unähnlich ist, die Unterkiefen sind in eine armartig vorschnellbare Fangzange verwandelt, der Leib ist sehr kurz mit Ruderschwänzen oder einer Afterklappe. Während das vollendete Insect ein ausgebildetes Lufthier ist, lebt die Larve im Wasser und athmet mit dem After. Das lufthaltige Wasser dringt in das Rectum, welches reich mit Luftröhren zum Athmungsprocess ausgestattet ist. Die Larve der Eintagsfliege besitzt Grabfüsse oder Kiemenblättchen, oder Büschel, ist oft plattgedrückt u. s. w. kurz bei beiden Familien wird ein sehr unvollkommenes Geschöpf geboren, das reich an provisoischen Organen ist, Larve genannt werden muss, und das erst nach mehreren Häutungen, durch die es sich

wieder sehr verändert (*Agrion* im ersten Stadium) zum vollendeten Thiere wird, ohne einen Puppen-schlaf zu halten. Bei den Eintagsfliegen tritt noch eine Anomalie hinzu. Es geht aus dieser Larve ein Geschöpf hervor, das dem Insecte ganz ähnlich ist, Flügel besitzt und das Trockene sucht, um sich erst nach einigen Stunden wieder zu häuten. Das Thier in diesem Stadium nannte man Subimago. Es kommt bisweilen sogar nur bei den Männchen vor (*Palingenia*). Ich ersuche hiebei noch einmal zurückzublicken auf das, was ich Eingangs über die Ursache der Verwandlung gesagt habe. Vergleichen wir die Eier der Orthopteren mit Verwandlung mit jenen, welche keine solche durchmachen (Heuschrecken), so fällt es auf wie klein die Eier einer Libelle im Verhältniss zum Insect und wie viel grösser die einer Heuschrecke sind. Das Verhältniss ist beiläufig dort 1 : 30, hier 1 : 8. — Die zweite Abtheilung der Geradflügler, zu welcher die Holzläuse, Pelzfresser, Termiten, Blatten, Schrieken, Ohrwürmer und Poduriden gehören, hat keine Verwandlung mehr, insofern an dem Thiere, welches das Ei verlässt, zwar manche Organe fehlen, die das vollkommene Stadium bedingt, aber dagegen sind keinerlei provisorische Organe zu finden. Die Heuschrecke kommt in einem Stadium aus dem Ei, welches mit dem Puppenstadium verglichen werden kann; die Beine liegen fest an, das Thier häutet sich jedoch sogleich, und wir können die Heuschrecke nicht erkennen. Diese wächst durch Häutungen, wie z. B.

der Flusskrebs und alle Organe gehen in das geschlechtsreife Stadium über. Einen Uebergang von den Libellen und Ephemeran zu den Heuschrecken bildet die Familie der Perliden. Bei ihnen sieht die Larve dem Insecte sehr ähnlich, lebt jedoch im Wasser und trägt Kiemen, immerhin aber ist es schwierig eine Grenze einzuhalten, und zu entscheiden, ob man es hier noch mit provisorischen Organen zu thun hat, da eine Gattung (*Pteronarcys*) auch in vollkommenen Zustande Kiemen besitzt, während unsere einheimischen Gattungen diese als provisorisch abwerfen.

Sowie ein Theil der Orthopteren in der ausgebildeten Form (nicht in provisorischer Körpergestalt) das Ei verlässt, so ist dies auch bei den Schnabelkerfen in der Regel der Fall. Die hieher gehörenden Zirpen und Wanzen etc. haben, wenn sie aus dem Ei kommen, ganz die Gestalt der geschlechtsreifen Thiere, höchstens eine geringere Zahl Fühler- oder Tarsenglieder und nach Häutungen stets statt der Flügel kurze Flügelstummel. Einige Wanzen-Arten werden sogar häufig vor der letzten Häutung geschlechtsreif und dies ist bei denselben die Ursache, dass sie meist kurze Flügelstummel behalten (*Lygaeus apterus*), indem sie das letzte Stadium, in welchem sie Flügel bekämen, nicht mehr erreichen. Auch in dieser Abtheilung kann man die Grösse der Eier hervorheben im Vergleich zu Insecten mit Verwandlung. So ist das Ei der gemeinen grünen Baumwanze fast $\frac{1}{4}$

so gross als das von *Saturnia pyri* obschon letztere reichlich grösser ist. — Eine Ausnahme machen in dieser Ordnung die Eingangs erwähnten Schildläuse. —

Die einem Generationswechsel unterliegenden Blattläuse habe ich von vornherein von der Besprechung ausgeschlossen, sie haben in der That keine Larven, denn das aus den Eiern kommende Thier ist, wenn auch nicht einer geschlechtlichen, doch aber einer Fortpflanzung fähig, es ist dasjenige, was man Amme genannt hat und ich erwähne davon nur, dass derlei Ammen bei Insecten ohne Verwandlung der unausgebildeten Imago, d. i. dem Insecte z. B. bei den Blattläusen, bei Insecten mit vollkommener Verwandlung aber der Larve sehr ähnlich sind (*Miastor*). —

Wie in der Classe der Säugethiere die Beutethiere als tiefer stehend betrachtet werden, weil ihre Jungen sehr unvollkommen zur Welt kommen, ebenso hat man die Insecten mit Verwandlung als tiefer stehende Thiere aufgefasst und sieht als die höchststehenden die Heuschrecken an, im Gegensatz zu einer früheren Ansicht, nach welcher die Bienen wegen ihrer Intelligenz in Betreff des Nestbaues, der Sorge für die Jungen etc. als am höchsten stehend gehalten wurden. Wir wollen darüber ebensowenig entscheiden als über die in neuester Zeit von einem eifrigen Anhänger der Darwin'schen Lehre (F. Müller: Einige Worte über *Darwin's* Lehre) ausgesprochene Vermuthung, dass die vollkommene Verwandlung eine erworbene sei.

Da er die Insecten aus den Krebsen, oder vielmehr aus einer Larvenform dieser sich entstanden denkt, so muss die Verpuppung auf diese Weise erklärt werden. —

Da wir uns nur die Verwandlung der Insecten, wie sie aus den bisherigen wissenschaftlichen Beobachtungen bekannt geworden, im allgemeinen als Thema gewählt haben, so unterlassen wir es solche Ideen weiter zu verfolgen, obschon die phantastischen Schatten des geistreichen Traumes Darwin's lockend genug wären, um den sicheren Boden für die Flügel des Ikarus zu vertauschen. —

Schliesslich erwähne ich noch eine besondere Art der Verwandlung, welche man Ueerverwandlung, Hypermetamorphose genannt hat (Favre, Joly) und die sich dadurch von den besprochenen Vorgängen unterscheidet, dass die aus dem Ei kommende Larve noch das typische Aussehen der in die Abtheilung gehörenden Larven besitzt, dieses aber sofort mit Eintritt einer ganz differenten Lebensweise verliert; sie nimmt die Madenform an, wenn sie früher Bewegungsorgane hatte, erst kurz vor der Verpuppung kehrt manchmal die typische Gestalt zurück, aus der die Nymphe hervorgeht. Diese Verwandlung findet sich bei den Meloiden unter den Käfern, bei Strepsipteren, und m. a.

Aus dieser allgemeinen Betrachtung der Insectenverwandlung mag man ersehen, dass die genaue Er-

kenntniss vieler dieser Vorgänge in die neueste Zeit fällt, obschon die Metamorphose des Seidenspinners und der Biene in der ältesten Zeit die Aufmerksamkeit des Menschen erregte und dass ein grosses Stück Arbeit noch zum Ausbau erfordert wird.

Fasse ich den Inhalt meines Vortrages in Kürze zusammen, so haben wir folgendes Resultat.

Erstens, das Vorkommen einer Verwandlung hängt von der Menge der plastischen Stoffe des Dotters oder der relativen Grösse der Eier ab.

Zweitens, die Insecten zerfallen in zwei Gruppen, deren eine sich mit Verwandlung entwickelt, während die andere keine solche durchläuft.

Drittens, die Insecten mit Verwandlung haben entweder ein Puppenstadium, die Verwandlung ist vollkommen, oder dieses ist nicht vorhanden, die Verwandlung ist unvollkommen. —

a) die Puppe ruht vollständig;

b) die Puppe ist mehr weniger beweglich, je nachdem die Auflösung und Neubildung der Organe sich decken oder ihr Eintreten getrennt ist.

Viertens, die Insecten ohne Verwandlung kommen wohl unentwickelt aus dem Ei, das junge Thier hat aber keinerlei provisorische Organe, kann somit nicht als Larve aufgefasst werden.

Man kann daher von einer jungen Heuschrecke oder Grille, nie aber von einem jungen Schmetterling oder einer jungen Fliege sprechen, wenn man darunter

ein früheres Entwicklungsstadium bezeichnen will; denn nur die ersteren wachsen und entwickeln sich fort und fort bis zur Reife als solche, die letzteren wachsen nicht mehr, sie leben und sterben in ihrer Blüthe; der einmal entfaltete Schmetterling ist keiner Weiterentwicklung fähig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1866

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Brauer Friedrich Moritz

Artikel/Article: [Über Insektenmetamorphose. 163-195](#)